



EESTI MAAÜLIKOOL
Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

Edith Saks

**HERBIVOORSETE MARDIKATE SPETSIALISEERITUSE
MUSTRID GLOBAALSEL SKAALAL**

PATTERNS OF SPECIALIZATION IN HERBIVOROUS
COLEOPTERA AT GLOBAL SCALE

Magistritöö
Keskkonnakorraldus ja -poliitika õppekava

Juhendaja: vanemteadur Pille Gerhold, *PhD*

Tartu 2021

Eesti Maaülikool Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Magistritöö lühikokkuvõte	
Autor: Edith Saks		Õppekava: Keskkonnakorraldus ja -poliitika	
Pealkiri: Herbivoorsete mardikate spetsialiseerituse mustrid globaalsel skaalal			
Lehekülgi: 26	Jooniseid: 2	Tabeleid: 1	Lisasid: 0
Osakond: Keskkonnakaitse ja maastikukorralduse õppetool			
Uurimisvaldkond: B250 Entomoloogia, taimede parasitoloogia			
Juhendaja(d): vanemteadur Pille Gerhold			
Kaitsmiskoht ja aasta: Tartu 2021			
<p>Kuna väikestel laiuskraadidel asuvad piirkonnad on olnud Maa ajaloos kliimaatiliselt stabiilsemad, võiks putukherbivooride spetsialiseerumine taimeliikidele olla neis piirkondades soodustatud. Töid herbivooride spetsialiseerituse kohta on tehtud enamasti lokaalselt. Käesoleva töö eesmärk on uurida, kas nii soontaimede kui ka putukherbivooride liigirikkuse suurenemisel suurtelt laiuskraadidelt väikeste laiuskraadide suunas muutub putukherbivooride spetsialiseeritumine toidutaimedele. Mudelsüsteemiks valiti herbivoorsed mardikalised, sest neid on rohkem uuritud kui teisi putukarühmi ja vastavad andmed on kättesaadavad. Andmed koguti andmebaasist Google Scholar, artiklitest kirjutati välja herbivoorsete mardikaliikide arv taimeliigi kohta ja/või taimeliikide arv mardikaliigi kohta. Viidi läbi regressioonanalüüsid, kus sõltumatuks tunnuseks oli absoluutne laiuskraad. Selgus, et väiksematel laiuskraadidel on ühe taimeliigi kohta rohkem mardikaliste liike kui suurematel laiuskraadidel. See võib olla tingitud troopiliste alade suuremast kliimaatilisest stabiilsusest ja ruumilisest ulatusest Maa ajaloos, mis on soodustanud spetsialiseerumist. Uurides toidutaimeliikide arvu herbivoorse mardikaliigi kohta, ei õnnestunud leida laiuskraadilist korrelatsiooni. See võib olla tingitud andmete vähesusest - ühe herbivooriliigi kõiki toidutaimeliike võib olla raske tuvastada.</p>			
Märksõnad: herbivooria, laiuskraad, liigirikkus, mardikalised			

Estonian University of Life Sciences Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Abstract of Master´s Thesis	
Author: Edith Saks		Specialty: Environmental management and policy	
Title: Patterns of specialization in herbivorous Coleoptera at global scale			
Pages: 26	Figures: 2	Tables: 1	Appendixes: 0
Department: Chair of Environmental Protection and Landscape Management Field of research: B250 Entomology, plant parasitology Supervisors: Senior Researcher Pille Gerhold Place and date: Tartu 2021			
<p>Since the regions at small latitudes have been climatically more stable in the history of the Earth, the specialization of insect herbivores on food-plant species could be favoured in these regions. Most research on the specialization of herbivores has been done locally. Given the increase in species richness of both plants and insects at small latitudes, the purpose of this thesis is to examine whether there is a latitudinal gradient in the specialization of insect herbivores. Herbivorous beetles (Coleoptera) were chosen as a model system in this study because beetles are better studied when compared to other groups of herbivorous insects. Scientific papers on the number of food-plant species per herbivorous beetle species as well as on the number of food-plant species per herbivorous beetle species were searched in the Google Scholar database. Regression analyses were carried out with absolute latitude as an independent variable. The results show that there are more species of herbivorous beetles per plant species at smaller than at larger latitudes. A latitudinal gradient in the number of food-plant species per beetle species could not be detected.</p>			
Keywords: Coleoptera, herbivory, latitude, species richness			

SISUKORD

SISSEJUHATUS	5
1. KIRJANDUSE ÜLEVAADE	7
1.1. Soontaimede liigirikkuse globaalsed mustrid	7
1.2. Putukherbivooride liigirikkuse globaalsed mustrid	8
1.3. Herbivooria	9
1.4. Putukherbivooride spetsialiseerumine toidutaimedele	10
1.5. Käesoleva töö uurimisküsimused	11
2. MATERJAL JA METOODIKA	13
3. TULEMUSED	14
3.1. Herbivoorsete mardikaliikide arv toidutaimeliigi kohta	15
3.2. Toidutaimeliikide arv herbivoorse mardikaliigi kohta	15
4. ARUTELU	17
KOKKUVÕTE	19
SUMMARY	21
KASUTATUD KIRJANDUS	23

SISSEJUHATUS

Mardikalised (Coleoptera), on kõige mitmekesisem ja liigirikkam putukate rühm Maal (Zhang jt 2018). Mardikad moodustavad umbkaudu 25% kõigist sellel planeedil kirjeldatud liikidest ja paljusid liike pole veel avastatud (Zhang jt 2018).

Dieedi ehk toitumise spetsialiseerumise määrab organismi ressursibaasi ning mõju peremees- või saakliikidele (Forister jt 2014). On oluline küsida, miks mõnedel liikidel on kitsas ja teistel üldisem toitumine ning kuidas see erineb maailma eri piirkondade vahel (Forister jt 2014). Ressurssidele spetsialiseerumise erinevuste mõistmine on oluline küsimustes, mis hõlmavad koevolutsiooni, kooslustesse jaotumist, ökosüsteemi protsesse ja liigirikkuse laiuskraadilist gradienti (Forister jt 2014). Taimtoidulised putukad on head mudelid ressursidele spetsialiseerumise uurimiseks ning taimede ja taimtoiduliste putukate koostoime on üks levinumaid ja sellest tulenevalt tähtsamaid ökoloogilisi ühendusi planeedil (Forister jt 2014).

Toitumise spetsialiseerumise varieerumine populatsioonide ja liikide seas põhjustab arvukalt ökoloogilisi ja evolutsioonilisi protsesse (Forister jt 2014). Erinevused toitumise spetsialiseerituses ja koostises mõjutavad konkurentide koeksisteerimist, liikide püsivust keskkonnahäirete korral ning biootiliste interaktsioonide stabiilsust (Forister jt 2014).

Taimedega seotud lüljalgsed moodustavad olulise osa Maa bioloogilisest mitmekesisusest (Kemp ja Ellis 2017). Kuna taimtoidulised toituvad taimedest, on üldtunnustatud, et taimtoiduliste putukate mitmekesisus peaks suurenema taimede mitmekesisuse suurenemisega (Kemp ja Ellis 2017). Kui putukad on taimeliikidele väga spetsialiseerunud, peaks taimede suur mitmekesisus tooma kaasa taimtoiduliste putukate suure mitmekesisuse nii koosluses kui ka piirkonna mastaabis ning seega on oodata positiivset seost taimede ja putukate liigirikkuse vahel (Kemp ja Ellis 2017). Enamik uuringuid, mis uurivad taimede ja putukate mitmekesisuse suhteid, on keskendunud erinevatele troopilistele piirkondadele, samas kui teised laiuskraadid on saanud palju vähem tähelepanu (Kemp ja Ellis 2017).

Käesoleva töö eesmärk on uurida, kas nii soontaimede kui ka putukate liigirikkuse suurenemisel väikestelt laiuskraadidelt (st troopikast) suurte laiuskraadide (st pooluste) suunas, muutub putukherbivooride spetsialiseeritumine toidutaimedele. Täpsemalt uuritakse, kas herbivoorsete mardikaliikide arvus toidutaimeliigi kohta või toidutaimeliikide arvus herbivoorse mardikaliigi kohta on globaalne muster.

Soovin tänada oma juhendajat, vanemteadur Pille Gerholdi, kes oli suureks abiks andmete töötlemisel ja töö koostamisel.

1. KIRJANDUSE ÜLEVAADE

1.1. Soontaimede liigirikkuse globaalsed mustrid

Maailmas on kokku umbes 300 000 soontaimeliiki (Kreft ja Jetz 2007). Soontaimede liigirikkuse globaalne muster järgib üldiselt ökoloogias ammu märgatud laiuskraadilise mitmekesisuse gradienti (Ricklefs 2005), mille kohaselt enamuse maailma organismirühmade liigirikkus väheneb väikestelt laiuskraadidelt (st troopikast) suurte laiuskraadide (st pooluste) suunas. Mõnedes uurimustes on ka leitud, et vahepealsetel laiuskraadidel elavate populatsioonide mitmekesisus on suurem kui väikestel ja suurtel laiuskraadidel (Ohsawa ja Ide 2008). Seda seetõttu, et geograafiliselt kesksed populatsioonid on optimaalsetes keskkonnatingimustes, samas kui perifeersed populatsioonid on ebaoptimaalsetes olukordades (Ohsawa ja Ide 2008).

Laiuskraadilise mitmekesisuse gradiendi tekkimise võimalikeks põhjusteks on püstitatud kolme liiki hüpoteese:

1. Ökoloogilised hüpoteesid, mis keskenduvad liikide kooseksisteerimise mehhanismidele ja liikide mitmekesisuse säilitamisele (Mittelbach jt 2007). Ökoloogilised hüpoteesid on viimase 50 aasta jooksul olnud ülekaalus ja mitmed hiljutised uurimused võtavad need ideed kokku (Mittelbach jt 2007).
2. Evolutsioonilised hüpoteesid, mis keskenduvad liigitekke määrdele (Mittelbach jt 2007). Varased evolutsioonilised selgitused mitmekesisuse laiuskraadilise gradiendi kohta keskendusid peamiselt looduslike valikute olemuse ja ulatuse geograafilistele erinevustele (Mittelbach et al 2007). Nii Darwin (1859) kui ka Wallace (1878) pakkusid välja, et parasvöötme kohastumusi reguleerib karm kliima, samas kui troopilistes piirkondades on need põhjustatud biotilistest vastasmõjudest (Mittelbach jt 2007). Fischer (1960) oletas, et troopilised liigid mitmekesistuvad paremini kui parasvöötme liigid ning et troopilistes

piirkondades on olnud pikem ja suhteliselt häirimatu evolutsiooniline ajalugu võrreldes parasvöötme aladega (Mittelbach jt 2007).

3. Ajaloolised hüpoteesid, mis keskenduvad troopiliste piirkondade stabiilsusele ja ruumilisele ulatusele Maa ajaloos (Mittelbach jt 2007).

Võrreldes ökoloogiliste hüpoteesidega, on evolutsioonilised ja ajaloolised hüpoteesid pälvinud palju vähem tähelepanu (Mittelbach jt 2007). Viimasel ajal on aga taas huvi gradiendi evolutsiooniliste ja ajalooliste selgituste vastu suurendanud fülogeneetiliste, molekulaarsete, paleontoloogiliste ja biogeograafiliste andmete suurem kättesaadavus ning ökoloogiliste hüpoteeside ebapiisavus (Mittelbach jt 2007). Ajalooline hüpotees väidab, et troopikasse on kogunenud liike pikema aja jooksul kui parasvöötme piirkondadesse (Mittelbach jt 2007). Täiendavaid tõendeid, mis toetavad ajaloolist hüpoteesi, võib leida parasvöötme ja troopiliste taksonite fülogeneetilistest suhetest (Mittelbach jt 2007). Paljud sugukonnad pärinevad troopilisest kliimast ja parasvöötme taksonid asuvad fülogeneetiliselt sageli troopilistes klaadides, mis viitab nende päritolule troopilistest rühmadest, millel on vanemad evolutsioonilised juured (Mittelbach jt 2007). Rhode (1978, 1992) tegi ettepaneku, et suur elurikkus ekvaatori piirkonnas on tingitud keskkonnatemperatuuri kineetilisest mõjust bioloogiliste protsesside kiirusele (Mittelbach jt 2007).

Kakssada aastat on loodusteadlased mõtisklenud mitmekesisuse laiuskraadilise gradiendi üle ning rohkem kui pool sajandit on möödunud sellest, kui Dobzhansky (1950) postuleeris, kuidas selline geograafiline varieerumine mitmekesisuses võis areneda (Mittelbach jt 2007). Tänapäevaks on aru saadud, et taksonid ei pärine mitte ainult eelistatavalt troopikast, vaid kipuvad seal ka kauem püsima (Mittelbach jt 2007). Troopilised keskkonnad on vanemad ja suurema osa Maa ajaloost levinumad kui parasvööde (Mittelbach jt 2007).

1.2. Putukherbivooride liigirikkuse globaalsed mustrid

Putukate liigirikkuse kohta maailmas on palju vähem teada kui soontaimede liigirikkuse kohta, sest suur osa putukatest on kas liigini määramata või isegi avastamata, eriti troopikas (Novotny

ja Miller 2014). Siiski on alust arvata, et herbivoorsete putukate liigirikkus järgib trendi soontaimede liigirikkuse suurenemisest troopikas, sest rohkem toidutaimeliike võiks tähendada rohkem putukaliike (Novotny ja Miller 2014).

Biootilised koosmõjud võivad mõjutada liikide ruumilise mitmekesisuse mustreid erinevate mehhanismide kaudu nagu konkurents, ressursside ja tarbijate vaheline suhtlus, peremehe ja parasiidi vaheline koosmõju jne (Du jt 2020). Võrreldes parasvöötme keskkondadega võib troopika suhteliselt stabiilne ja soe kliima viia biotiliste koosmõjude suurema koevolutsioonini, suurendades seeläbi mitmekesistamise määra ja vältides konkurentsipõhist tõrjutust ning põhjustades lõpuks liikide suuremat mitmekesisust (Du jt 2020).

1.3. Herbivooria

Maismaataimed ja putukad on eksisteerinud rohkem kui 400 miljonit aastat (Fürstenberg-Hägg jt 2013). Selle aja jooksul on välja kujunenud rafineeritud koosmõjud, mis mõjutavad organisme kõigil tasanditel, alates biokeemilisest põhitasemest kuni populatsiooni geneetika tasemeni (Fürstenberg-Hägg jt 2013). Mõned neist suhetest on vastastikku kasulikud, näiteks tolmendamine, kuid enim koostoimeid hõlmab taimtoiduliste putukate spetsialiseeritust ja taimekaitset putukate vastu (Fürstenberg-Hägg jt 2013). Kiskja ja peremeesorganismi suhe on nii tavaline, et peaaegu iga taimeliiki sööb vähemalt üks putukaliik (Fürstenberg-Hägg jt 2013).

Kuigi enamikul juhtudel on taimtoidulisus taimedele kahjulik, on korduvalt näidatud, et taimed võivad mõnikord suurendada ellujäämist taimtoidulisust kompenseeriva kasvu või paljunemise kaudu (Hawkes ja Sullivan 2001). Seda määratletakse üldiselt kui taimede positiivset reaktsiooni vigastustele, mille puhul kahjustatud taimed muudavad oma ressursside jaotust, füsioloogiat ja/või fenoloogiat, et vähendada kahjustamise mõju nende kasvule ja paljunemisele võrreldes kahjustamata taimedega (Hawkes ja Sullivan 2001).

1.4. Putukherbivooride spetsialiseerumine toidutaimedele

Ökoloogidel on kaks arvamust taimtoiduliste rolli kohta ökosüsteemi dünaamikas (Belovsky ja Slade 2000). Toiduvõrgu vaatenurgast populatsiooniökoloogias vähendavad taimtoidulised loomad taimede söömise läbi taimede arvukust (Belovsky ja Slade 2000). Toitainete ringluse seisukohast ökosüsteemi ökoloogias aeglustavad taimtoidulised loomad mõnikord toitainete ringlust, mis küll vähendab taimede arvukust, kuid muul ajal kiirendab ringlust, mis võib-olla omakorda suurendab taimede arvukust (Belovsky ja Slade 2000). Toitainete ringlust on taimtoiduliste seas käsitletud põhjalikumalt veesüsteemides kui maismaasüsteemides (Belovsky ja Slade 2000). Belovsky ja Slade (2000) viisid läbi eksperimendi, kus nad uurisid, kuidas taimtoidulised mõjutavad toitainete võrgustikku ja seega taimede arvukust ning liigilist koosseisu viie aasta jooksul. Taimtoiduliste võime suurendada taimede arvukust sõltus sellest, kui palju nad taimi tarbisid. Sellest tulenevalt ei välista ökosüsteemid ja toiduvõrgu perspektiivid üksteist- teatud tingimustel võivad taimtoidulised vähendada toitainete ahelat ja vähendada taimede arvukust (Belovsky & Slade 2000).

Taimi ründavad paljud erinevad herbivoorid. Kriitiline küsimus on, kui tihti ja millistel tingimustel (Maron ja Crone 2006). Evolutsiooni jooksul on taimed välja töötanud mehhanisme, et kaitsta end taimtoiduliste rünnakute eest (Wu ja Baldwin 2009). Taimekaitse on mänginud olulist rolli taimede ja taimtoiduliste pikaajalises kaasevolutsioonis (Gong & Zhang 2013). Mõned kõige muljetavaldavamad taimekaitsemehhanismid hõlmavad kiiret reageerimist füüsilistele stiimulitele. Tundlikud taimed voldivad end kiiresti kokku, kui putukad ja naaberlehed neid häirivad, samuti pärast putuka poolset vigastust. Selline käitumine võib hirmutada taimtoidulisi (Karban 2008).

Putukherbivooride spetsialiseerumist toidutaimedele on mõningal määral uuritud. Siiski pole kahe viimase dekaadi jooksul tehtud uurimustest täpselt selgunud, kas taimtoidulised putukad on polüfaagid ehk laia toiduspektriga või spetsialistid, kes toituvad vaid vähestel taimeliikidel (Novotny jt 2002). Gassmann jt (2009) leidsid, et enamik taimtoidulisi putukaid on ökoloogiliselt spetsialiseerunud ja toituvad vaid vähestest taimeliikidest. Looduslikes süsteemides on taimtoiduliste peremeestaimedega kohanemiseks eriti olulised kolm tegurit:

peremeestaimede kättesaadavus, geneetilised piirangud ja kompromissid (Gassmann jt 2009). Tõendid peremeestaimede kättesaadavuse tähtsuse kohta pärinevad korrelatsioonanalüüsist, kusjuures kõige arvukamatel taimeliikidel on ka kõige rohkem taimtoidulisi putukaid (Gassmann jt 2009). Tõendid geneetiliste piirangute tähtsuse kohta pärinevad fülogeneetilistest uuringutest, mis näitavad, et sellega seotud taimtoiduliste liigid kipuvad toituma seotud peremeestaimede liikidest (Gassmann jt 2009).

Taimtoidulised putukad on heaks mudeliks spetsialiseerumise uurimiseks, sest taimede ja taimtoiduliste putukate vastasmõju on üks levinumaid ja sellest tulenevaid tähtsaid ökoloogilisi interaktsioone planeedil (Forister jt 2014). Ainult väike osa taimtoiduliste koosluse liikidest toitub ühest taimeliigist, kui on olemas alternatiivsed analoogsed peremeesorganismid (Novotny ja Basset 2005). Forister jt (2014) võtsid uurimise alla enam kui 7500 liiki putuktaitmtoidulisi, mis katavad laia taksonoomilist ulatust ja interakteeruvad rohkem kui 2000 taimeliigiga 165 perekonnas. Spetsialiseerumise jaotus nihkub kogu maailmas laiuskraadiga, mis kinnitab, et koostoimed on väiksematel laiuskraadidel spetsiifilisemad ja aitavad kaasa arusaamisele laiuskraadilises mitmekesisuses (Forister jt 2014).

1.5. Käesoleva töö uurimisküsimused

Käesolevas töös uuritakse herbivoorsete mardikaliste (Coleoptera) spetsialiseerituse mustreid globaalsel skaalal. Mardikalised valiti uurimiseks sellepärast, sest seda rühma on võrreldes teiste putukarühmadega palju uuritud ja vastavad andmed on kättesaadavad. Täpsemalt otsitakse vastust küsimusele, kas nii soontaimede kui arvatavalt ka putukate liigirikkuse suurenemisel väikestelt laiuskraadidelt suurtele laiuskraadidele suureneb putukherbivooride spetsialiseeritus toidutaimedele.

Kuna väikestel laiuskraadidel asuvad piirkonnad on olnud Maa ajaloos kliimaatiliselt stabiilsemad (Fine ja Ree 2006, Wiens ja Donoghue 2004), võiks putukherbivooride spetsialiseerumine taimeliikidele olla nendes piirkondades soodustatud, võrreldes suuremate laiuskraadidega, mille piirkonnad vabanesid mandrijää alt hiljem. Et spetsialiseeritusel on nii toidutaimede kui ka herbivooride poolne mõju, on käesoleva uurimuse tööhüpoteesid järgmised:

1. Väikestel laiuskraadidel on toidutaimeliigi kohta rohkem herbivoorseid mardikaliike kui suurtel laiuskraadidel.
2. Väikestel laiuskraadidel on herbivoorse mardikaliigi kohta rohkem toidutaimeliike kui suurtel laiuskraadidel.

Sellised hüpoteesid saadi, kuna töid herbivooride spetsialiseerituse kohta on tehtud enamasti lokaalselt (Andrew ja Hughes 2004, Basset jt 1996, Basset ja Charles 2000, Crespi ja Sandoval 2000 jt), ning oleks vaja uurida, kas lokaalsed tulemused annavad meile aimu globaalsest mustrist.

2. MATERJAL JA METOODIKA

Andmed koguti andmebaasist Google Scholar. Sealt otsiti teadusartikleid märksõnade ja väljenditega „*Coleoptera*“, „*herbivory*“, „*latitude*“, „*specialization*“. Artiklitest kirjutati välja herbivoorsete mardikaliikide arv taimeliigi kohta ja/või taimeliikide arv mardikaliikide kohta. Kasutati artikleid, mille puhul olid kirjas uurimuse läbiviimise geograafilised koordinaadid.

Uuritavate tunnuste (mardikaliikide arv taimeliigi kohta, taimeliikide arv mardikaliigi kohta) jaotust kontrolliti normaaljaotuse suhtes Kolmogorov-Smirnovi testiga ning vajadusel teisendati ruutjuur-teisenduse (mardikaliikide arv taimeliigi kohta) või logaritmisega (taimeliikide arv mardikaliigi kohta). Viidi läbi regressioonanalüüsid, kus sõltumatuks tunnuseks oli absoluutne laiuskraad (põhjalaius või lõunalaius), sõltumatuteks tunnusteks kas mardikaliikide arv taimeliigi kohta või taimeliikide arv mardikaliigi kohta. Kõik andmeanalüüsid viidi läbi programmis STATISTICA 7.1.

3. TULEMUSED

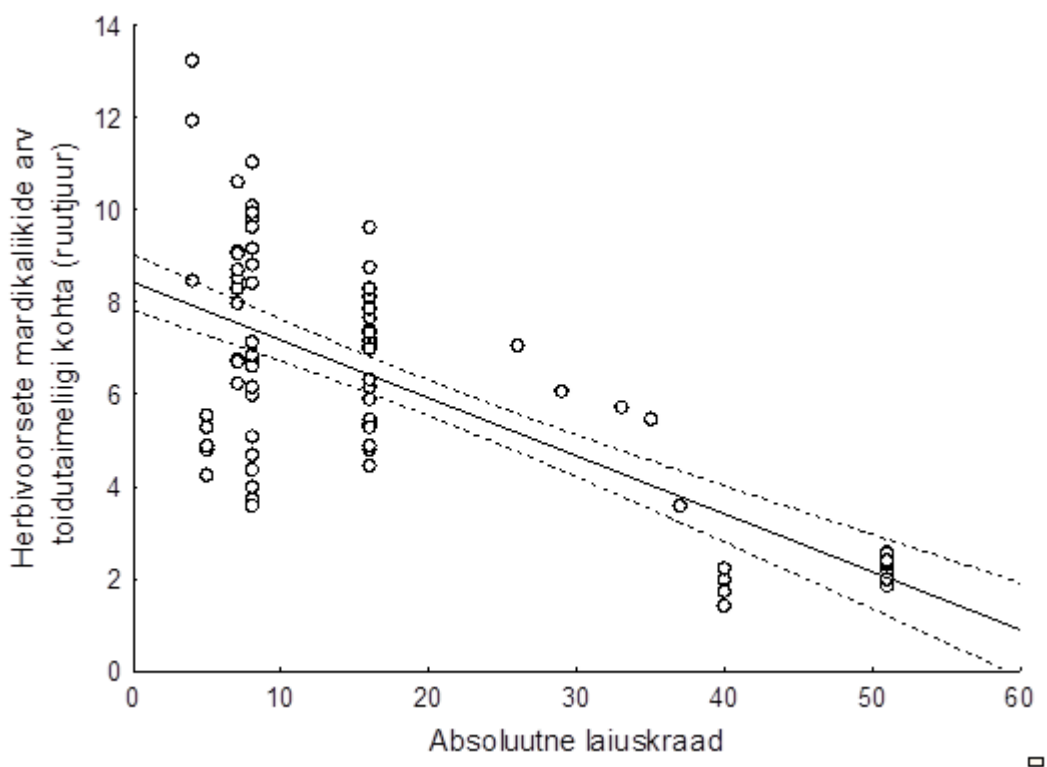
Käesoleva töö jaoks koguti andmeid 13 teadusartiklist (Tabel 1). Nendest artiklitest 8 sisaldas andmeid herbivoorsete mardikaliste arvu kohta toidutaimeliigi kohta, 6 sisaldas andmeid toidutaimede liikide arvu kohta mardikaliigi kohta. Uurimuse geograafiline ulatus oli 7 kuni 51 laiuskraadi.

Tabel 1. Käesolevas töös uuritud teadusartiklid.

Keskmine mardikaliikide arv taimeliigi kohta	Uuritud taimeliik	Keskmine taimeliikide arv mardikaliigi kohta	Uuritud mardikaliik	Asukoht	Artikkel
		1,65	<i>Timematidae</i>	38°00'17.9"N 96°12'46.5"W	Crespi ja Sandoval 2000
		3,67	<i>Onciderini, Psyllotoxus</i>	23°14'S 46°56'W	Paro jt 2011
		2,63	<i>Chrysomelidae, Curculionidae</i>	42°07'08.5"S 147°55'31.3"E	Elliott jt 2002
		2,05	<i>Cerambycidae</i>	42°39'43.5"N 25°10'06.4"E	Doychev jt 2017
		13	<i>Chrysomelidae</i>	37°46'39"N 122°24'59"W	Palmer 1986
5,27		2,15	<i>Coleoptera</i>	51°26'30"N 000°43'43"W	Woodcock jt 2002
50	<i>Fabaceae</i>			26°7'S 153°11'E	Andrew ja Hughes 2004
37				29°44'S 152°58'E	
33				33°36'S 150°52'E	
30				35°40'S 150°20'E	
130,17	<i>Dipterocarpaceae, Anacardiaceae</i>			04°40'31.4669"N 114°44'07.8113"E	Morse jt 1988
3	<i>Apocynaceae</i>			40.6331° N 89.3985° W	Price ja Wilson 1979
69	<i>Magnoliaceae, Lauraceae, Piperaceae</i> jt			7°24' S 146°44' E	Basset jt 1996
46,43	<i>Lauraceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae</i> jt			16°17'S 145°29'E	Wardaugh jt 2013
55,79	<i>Moraceae, Urticaceae, Fabaceae</i> jt			8.9936° N 79.5463	Odegaard 2000
24,8	<i>Lauraceae, Fabaceae, Malvaceae</i>			7°24' S 146°44' E	Basset ja Charles 2000

3.1. Herbivoorsete mardikaliikide arv toidutaimeliigi kohta

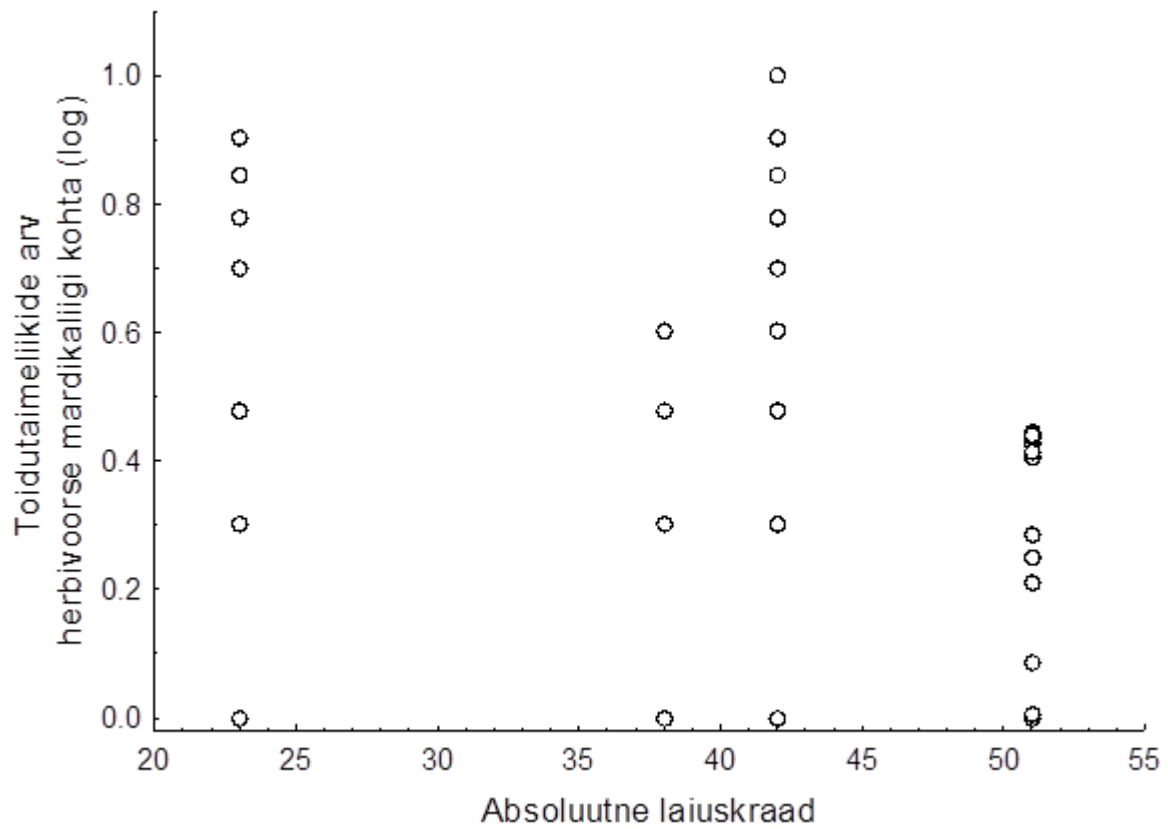
Uurides herbivoorsete mardikate arvu toidutaimeliigi kohta globaalsel skaalal selgus, et selles esines oluline muster: väiksematel laiuskraadidel on ühe taimeliigi kohta rohkem mardikaliste liike kui suurematel laiuskraadidel (joonis 1).



Joonis 1. Herbivoorsete mardikaliikide arv toidutaimeliigi kohta (ruutjuur-teisendus) mööda absoluutset laiuskraadi (põhjalaius + lõunalaius) käesolevas töös uuritud 9 (n=9) teadusartikli põhjal ($r^2=0.552$, $p<0.001$).

3.2. Toidutaimeliikide arv herbivoorse mardikaliigi kohta

Uurides toidutaimeliikide arvu herbivoorse mardikaliigi kohta globaalsel skaalal, ei õnnestunud selles leida erinevust piirkodade vahel: toidutaimeliikide arv eri piirkondades varieerus põhjalaiuse ja lõunalaiuse vahel, ilma laiuskraadilise erinevusega (joonis 2).



Joonis 2. Toidutaimeliikide arv herbivoorse mardikaliigi kohta (logaritm-teisendus) mööda absoluutset laiuskraadi (põhjalaius + lõunalaius) käesolevas töös uuritud 4 (n=4) teadusartikli põhjal ($p > 0.05$).

4. ARUTELU

Maailmas on umbes 300 000 soontaimeliiki (Kreft ja Jetz 2007) ning 1,5-10 miljonit liiki lüljalgseid (Erwin 1982). Nii taime- kui arvatavalt ka putukaliikide puhul esineb mitmekesisuse laiuskraadiline gradient: troopikas on rohkem liike kui parasvöötmes. Lisaks laiuskraadi mõjule on ökoloogid leidnud, et sademete, temperatuuri ja elupaikade heterogeensuse kõrge tase on korrelatsioonis kõrge liigirikkusega (Antonelli ja Sammartin 2011). Taimtoiduliste putukate spetsialiseerumine toidutaimedele laiuskraaditi ega piki kliimagradiente pole aga täpselt teada (Erwin 1982).

Liigirikkuse suurenemine väikestelt laiuskraadidelt suurematele laiuskraadidele on üks enim uuritud globaalseid biogeograafilisi mustreid (Ollerton jt 2002). Kuigi liigirikkus on bioloogilist mitmekesisust üks kõige selgemini iseloomustav näitaja, on ka selle mõõtmine raskendatud (Gotelli ja Colwell 2001)- seda eriti troopikas, kus mõnikord pole liigid teada (Novotny ja Miller 2014). Liikide omavaheliste vastasmõjude laiuskraadilisi suundumusi on vähe uuritud, tõenäoliselt seetõttu, et interaktsioonide registreerimine on veelgi raskem kui liikide loendamine (Ollerton jt 2002).

Taimede ja herbivooride koostoime uurimist on alles hiljuti määratlema hakatud. Smallwood (2001) uuris teadusartikleid aastast 1980 kuni praeguseni, kasutades taime-putuka vastasmõju märksõnana artiklite abstraktides. 1980. aastate alguses oli selliseid artikleid aastas üldiselt vähem kui viis, 1990. aastate lõpupoole ilmus tavaliselt üle 20 artikli aastas, 2000 oli selliseid artikleid juba 60.

Käesolevas töös selgus, et väiksematel laiuskraadidel on ühe taimeliigi kohta rohkem mardikate liike kui suurematel laiuskraadidel. Tulemus on arvatavasti seletatav troopiliste alade suurema kliimaatilise stabiilsuse (Fine ja Ree 2006, Wiens ja Donoghue 2004) ja ruumilise ulatusega Maa ajaloos (Mittelbach jt 2007), mis võimaldas spetsialiseerumisel tekkida pika aja vältel ja suures tuumalas paljude liikide vahel. Sarnast tulemust suuremast herbivooride liikide arvust toidutaimeliigi kohta troopikas on osaliselt leitud ka teistes uurimustes. Pennings jt (2009) leidsid, et üldiselt on taimtoiduliste näriliste toitumine väiksematel laiuskraadidel rikkalikum

(rohkematele liikidele spetsialiseeritum) kui suurtel laiuskraadidel, kuid taimtoiduliste imejate toitumine ei näidanud selget laiuskraadilist mustrit. Näriliste kahjustus taimedele oli ka väiksematel laiuskraadidel suurem kui suurtel laiuskraadidel (Pennings jt 2009). Pennings jt (2001) on oma varasemas uurimuses välja toonud, et sellise mustri põhjuseks võivad olla mitmesugused taimetunnused, sealhulgas lehe sitkus, lämmastiku ja mineraalainete sisaldus ning sekundaarsed metaboliidid, mis võivad mõjuda herbivooridele kas soodsalt või ebameeldivalt ning need tegurid võivad laiuskraadide lõikes erineda.

Käesolevas töös ei leitud, et toidutaimeliikide arv herbivoorse mardikaliigi kohta varieeruks globaalsel skaalal. Tulemus on üllatav, sest troopiliste alade suurem kliimaatiline stabiilsus (Fine ja Ree 2006, Wiens ja Donoghue 2004) ja ruumiline ulatus Maa ajaloos (Mittelbach jt 2007) võiksid põhjustada ka suuremat toidutaimeliikide arvu mardikaliigi kohta.

Mustri mitte leidmine käesolevas töös võib olla tingitud kasutatud andmete vähesusest. Andmete vähesus omakorda võib tulla sellest, et on keeruline teha uurimusi, selgitamaks ühe mardikaliigi kõiki toidutaimeliike. Vastupidiseid spetsialiseerumise andmeid (mardikaliikide arv toidutaimeliigi kohta) võib olla kergem saada kindlate taimeisendite pealt mardikate kogumise näol. Vastavate andmete ja teadusartiklite vähesus näitab ka vajadust seda teemat tulevikus veelgi rohkem uurida.

Käesolev töö võib aidata paremini mõista ka putukherbivooride võimalikku spetsialiseerumise muutust seoses kliimamuutustega. On leitud, et temperatuuri otsene mõju putukatele erineb liikide vahel ja sõltub nende keskkonnast, elukäigust ning kohanemisvõimest (Bale jt 2002). Et mõista kliimamuutuste mõju putukate taimtoidulisustele, peame mõistma, et putukad juba puutuvad kokku ja tulevad toime suurte looduslike ruumiliste ja ajaliste variatsioonidega. Samas näitab käesolev töö, et putukate spetsialiseerumine võib olla spetsiifiline alale, liigile ja peremeestaimele ning sellised tegurid nagu kõrgem temperatuur või muud kliimamuutustega kaasnevad nähud võivad olla segava mõjuga (Bale jt 2002).

KOKKUVÕTE

Magistritöö „Herbivoorsete mardikate spetsialiseerituse mustrid globaalsel skaalal“ eesmärgiks oli anda ülevaade, kas nii soontaimede kui ka putukate liigirikkuse suurenemisel väikestelt laiuskraadidelt troopikas suurtele laiuskraadidele pooluste suunas, muutub putukherbivooride spetsialiseerumine toidutaimedele.

Töös püstitatud hüpoteesid olid:

1. Väikestel laiuskraadidel on toidutaimeliigi kohta rohkem herbivoorseid putukaliike kui suurtel laiuskraadidel.
2. Väikestel laiuskraadidel on herbivoorse putukaliigi kohta rohkem toidutaimeliike kui suurtel laiuskraadidel.

Töös keskenduti herbivoorsetest putukaliikidest mardikalistele (Coleoptera), sest seda rühma on võrreldes teiste mardikalistega palju uuritud ja vastavad andmed on kättesaadavad. Töö käigus uuriti 13 teadusartiklit, millest koguti andmeid herbivoorsete mardikaliikide kohta toidutaimeliigi kohta ning samuti ka toidutaimeliikide arvu kohta herbivoorse mardikaliigi kohta.

Uurides mardikaliikide arvu toidutaimeliigi kohta, selgus, et esines oluline globaalne muster: väiksematel laiuskraadidel on ühe taimeliigi kohta rohkem mardikaliste liike kui suurematel laiuskraadidel. Uurides toidutaimeliikide arvu mardikaliigi kohta, ei õnnestunud selles leida erinevust piirkondade vahel: toidutaimeliikide arv eri piirkondades varieerus põhjalaiuse ja lõunalaiuse vahel, kuid ilma laiuskraadilise erinevusega.

Käesolevas töös selgus, et väiksematel laiuskraadidel on ühe taimeliigi kohta rohkem mardikate liike kui suurematel laiuskraadidel. Tulemus on seletatav troopiliste alade suurema kliimaatilise stabiilsuse ja ruumilise ulatusega, mis võis soodustada spetsialiseerumise teket. Töös ei leitud, et toidutaimeliikide arv herbivoorse mardikaliigi kohta varieeruks globaalsel skaalal. Tulemus on üllatav, sest troopiliste alade suurem kliimaatiline stabiilsus ja ruumiline ulatus Maa ajaloos võiksid põhjustada ka suuremat toidutaimeliikide arvu mardikaliigi kohta. Mustri mitte leidmine

käesolevas töös võib olla tingitud andmete vähesusest. Keeruline on teha uurimusi, selgitamaks ühe mardikaliigi kõiki toidutaimeliike.

Käesolev töö aitab paremini mõista ka putukherbivooride võimalikku spetsialiseerumise muutust seoses kliimamuutustega: kliimamuutused ei mõjuta putukate spetsialiseerumist tõenäoliselt üheselt, vaid spetsialiseerumine võib olla spetsiifiline alale, liigile ja peremeestaimele.

SUMMARY

The aim of the Master thesis „Patterns of specialization in herbivorous (Coleoptera) at global scale“ was to give an overview of whether the increase in species richness of both plants and insects from small latitudes in the tropics to large latitudes towards the poles, changes the specialization of insect herbivores on food plants.

The research hypotheses set in the thesis were:

1. At small latitudes, there are more herbivorous insect species per species of food-plant than at large latitudes.
2. At small latitudes, there are more food-plant species per species of herbivorous insect than at large latitudes.

Herbivorous beetles (Coleoptera) were chosen as a model system in this study because the species of beetles are well known and better studied when compared to other groups of insects. The author examined 13 scientific studies, from which the data on the number of food-plant species per herbivorous beetle species were collected, as well as the number of food-plant species per herbivorous beetle species. There was a significant latitudinal pattern in the number of species of herbivorous beetles per food-plant species: there were more species of beetles per plant species at smaller latitudes than at large latitudes. In contrast, a latitudinal pattern in the number of food-plant species per herbivorous beetle species was not found: the number of food-plant species varied between regions on the global scale but with no significant latitudinal difference.

The results show that there are more species of beetles per plant species at smaller latitudes. The result can be explained by the increased climatic stability and spatial extent of tropical areas in the history of the Earth, which could have promoted long-term specialization. A latitudinal gradient in the number of food plant species per herbivore beetle species could not be detected. The result is surprising because the increased climatic stability and spatial extent of tropical areas could also lead to a higher number of food plant species per species of beetle. The lack of

a significant pattern could be a result of the a lack of data. It may be difficult to carry out studies to find and determine all food-plants of a beetle species.

This work also contributes to a better understanding of a possible change in the specialization of insect herbivores in relation to climate change: the impact of climate change may not be uniform but specialization can be specific to the area, species and food plant.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Andrew, N. R., & Hughes, L.** (2004). Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient: Predicting the potential impacts of climate change. *Ecological Entomology*, 29(5), 527-542.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Whittaker, J. B.** (2002). Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16.
- Basset, Y., Samuelson, G., Allison, A. & Miller, S.** (1996). How many species of host-specific insects feed on a species of tropical tree? *Biological Journal of the Linnean Society*, 59(2), 201-216.
- Basset, Y. & Charles, E.** (2000). An annotated list of insect herbivores foraging on the seedlings of five forest trees in Guyana. *Anais Da Sociedade Entomológica Do Brasil*, 29(3), 433-452.
- Belovsky, E. G., & Slade, B.J.** (2000). Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. 97 (26), 14412-14417.
- Crespi & Sandoval.** (2000). Phylogenetic evidence for the evolution of ecological specialization in *Timema* walking-sticks. *Journal of Evolutionary Biology*, 13(2), 249-262.
- Doychev, D., Topalov, P., Zaemdjikova, G., Sakalian, V. & Georgiev, G.** (2017). Host plants of xylophagous longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in Bulgaria. 511-528.
- Du, C., Chen, J., Jiang, L. & Qiao, G.** (2020). High correlation of species diversity patterns between specialist herbivorous insects and their specific hosts. *Journal of Biogeography*, 47(6), 1232-1245.
- Elliott, H., Bashford, R., Jarman, S. & Neyland, M.** (2002). Foliage insect diversity in dry eucalypt forests in eastern Tasmania. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 17-34.
- Erwin, I. T.** (1982). Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*. 36(1), 74-75.
- Fine, P. V. A. & Ree, R. H.** (2006). Evidence for a time-integrated species-area effect on the latitudinal gradient in tree diversity. *Am. Nat.* 168, 796–804.
- Forister, L. M., Novotny, V., Panorska, K. A., Baje, L., Basset, Y., Butterill, T. P., Cizek, L., Coley, D. P., Dem, F., Diniz, R. I., Drozd, P., Fox, M., Glassmire, E. A., Hazen, R., Hrcek, J., Jahner, P. J., Kaman, O., Kozubowski, J. T., Kursar, A. T., Lewis, T. O., Lill, J., Marquis J. R., Miller, E. S., Morais, C. H., Murakami, M., Nickel, H., Pardikes, A. N., Ricklefs, E. R., Singer, S. M., Smilanich, M. A., Stireman, O. J., Villamair-Cortez, S., Vodka, S., Volf, M., Wagner, L. D., Walla, T., Weiblen, D. G., Dyer A. L.** (2014). The global distribution of diet breadth in insect herbivores, 112, no. 2.

- Fürstenberg-Hägg, J., Zagrobelny, M. & Bak, S.** (2013). Plant Defense against Insect Herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(5), 10242-10297.
- Gassmann, J. A., Onstad, W. D., Pittendrigh, R. B.** (2009). Evolutionary analysis of herbivorous insects in natural and agricultural environments 65, 1174-1181.
- Gong, B. & Zhang, G.** (2013). Interactions between plants and herbivores: A review of plant defense, 34 (2014) 325-336.
- Hawkes, C. V. & Sullivan, J. J.** (2001). The Impact Of Herbivory On Plants In Different Resource Conditions: A Meta-Analysis. *Ecology*, 82(7), 2045-2058.
- Karban, R.** (2008). Plant behaviour and communication. *Ecology Letters*, 11(7), 727-739.
- Kemp, J. E. & Ellis, A. G.** (2017). Significant Local-Scale Plant-Insect Species Richness Relationship Independent of Abiotic Effects in the Temperate Cape Floristic Region Biodiversity Hotspot. *Plos One*, 12(1).
- Kreft, H. & Jetz, W.** (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(14), 5925-5930.
- Maron L. J., & Crone E.** (2006). Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth, 273, 2575-2584.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A. and McCain, C.M.** (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology letters*, 10(4), pp.315-331.
- Morse, D. R., Stork, N. E. & Lawton, J. H.** (1988). Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology*, 13(1), 25-37.
- Novotny, V. & Basset, Y.** (2005). Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1568), 1083-1090.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S. E., Weiblen, G. D., Bremer, B., Cizek, L. & Drozd, P.** (2002). Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416(6883), 841-844.
- Novotny V & Miller SE.** (2014). Mapping and understanding the diversity of insects in the tropics: past achievements and future directions. *Austral Entomology* 53: 259-267.
- Odegaard, F.** (2000). The relative importance of trees versus lianas as hosts for phytophagous beetles (Coleoptera) in tropical forests. *Journal of Biogeography*, 27(2), 283-296.
- Ohsawa, T. & Ide, Y.** (2008). Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients on mountains. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), 152-163.

- Ollerton, J. & Cranmer, L.** (2002). Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: Are tropical plants more specialised? *Oikos*, 98(2), 340-350.
- Palmer, W., A.** (1986). The host range of *trirhabda flavolimbata* (Mannerheim) (Coleoptera: Chrysomelidae) and its suitability as a biological control agent for *baccharis* spp. (asteraceae: astereae). *The Coleopterists Society*, 40(2), 149-153.
- Paro, C. M., Arab, A. & Vasconcellos-Neto, J.** (2011). The host-plant range of twig-girdling beetles (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae: Onciderini) of the Atlantic rainforest in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, 45(27-28), 1649-1665.
- Pennings, S. C., Ho, C., Salgado, C. S., Więski, K., Davé, N., Kunza, A. E. & Wason, E. L.** (2009). Latitudinal variation in herbivore pressure in Atlantic Coast salt marshes. *Ecology*, 90(1), 183-195.
- Pennings, S. C., Siska, E. L. & Bertness, M. D.** (2001). Latitudinal Differences In Plant Palatability In Atlantic Coast Salt Marshes. *Ecology*, 82(5), 1344-1359.
- Price, P. W., & Wilson, M. F.** (1979). Abundance of Herbivores on Six Milkweed Species in Illinois. *American Midland Naturalist*, 101(1), 76.
- Ricklefs, R.E.** (2005). Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity. *Biologiske Skrifter*, 55(3), pp.583-603.
- Smallwood, P. D.** (2001). An Integrative Approach to the Study of Plant-Animal Interactions. *American Zoologist*, 41(4), 807-809.
- Wardhaugh, C. W., Stork, N. E. & Edwards, W.** (2013). Specialization of rainforest canopy beetles to host trees and microhabitats: Not all specialists are leaf-feeding herbivores. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109(1), 215-228.
- Wiens, J. J. & Donoghue, M. J.** (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends Ecol. Evol.* 19, 639–644
- Woodcock, B., Bullock, J., Nowakowski, M., Orr, R., Tallowin, J. & Pywell, R.** (2012). Enhancing floral diversity to increase the robustness of grassland beetle assemblages to environmental change. *Conservation Letters*, 5(6), 459-469.
- Wu, J. & Baldwin T., I.** (2009). Herbivory-induced signalling in plants: perception and action. 32, 1161-1174.
- Zhang, S., Che, L., Li, Y., Liang, D., Pang, H., Ślipiński, A. & Zhang, P.** (2018). Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature Communications*, 9(1).

**Lihtlitsents lõputöö salvestamiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks
ning juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta**

Mina, Edith Saks, sünniaeg 06.05.2021.

1. annan Eesti Maaülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud lõputöö
„Herbivoorsete mardikate spetsialiseerituse mustrid globaalsel skaalal“, mille juhendaja on
vanemteadur Pille Gerhold,

1.1. salvestamiseks säilitamise eesmärgil,

1.2. digiarhiivi DSpace lisamiseks ja

1.3. veebikeskkonnas üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega
isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Lõputöö autor

allkiri

Tartu, 24.05.2021

Juhendaja(te) kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Luban lõputöö kaitsmisele.

Pille Gerhold /digiallkiri/
(juhendaja nimi ja allkiri)

24.05.2021
(kuupäev)

(juhendaja nimi ja allkiri)

(kuupäev)